



Introducció

Durant gran part del segle XX els insectívors han estat classificats com a un taxó monofilètic dins de l'ordre **Insectívora** o **Lipotyphla**. L'arbre evolutiu dels placentaris (**Eutheria**) basat en caràcters morfològics, col·locava a Lipotyphla a la base de l'arbre, tot i que les relacions interordinals no estaven clares del tot. Aquesta concepció del monofilisme de Lipotyphla no es va posar en dubte fins l'aparició de la **filogenia molecular**, la qual va sacsejar la visió tradicional que es tenia tant dels insectívors com de tot el conjunt de mamífers placentaris.

Discussió

Filogenia tradicional de Insectívora

En la seva primera definició Peters (1864)¹ els divideix en dos subordres basant-se en la presència de cecum (**Menotyphla**) o la **absència de cecum (Lipotyphla)**.



Fig.1 Filogenia de Insectívora proposada per Peters (1864)¹; les línies de punts indiquen grups no considerats dintre dels insectívors actualment

Ordre Lipotyphla



Objectius

- Fer una síntesi de les diferents **filogènies tradicionals** proposades per a **Lipotyphla**
- Explicar com va afectar la **filogenia molecular** a l'ordre **Lipotyphla** i les diferents famílies que el componen
- Resumir com ha afectat aquests descobriments a l'**arbre evolutiu dels mamífers placentaris** i a les teories sobre l'origen dels diferents ordres

La **filogenia basada en caràcters morfològics** va col·locar als insectívors a la base de l'arbre evolutiu de Eutheria, del qual sortien els altres ordres de placentaris. Tot i així, la morfologia no va ser capaç de resoldre les relacions més basals entre els diferents ordres.

Butler (1988)² va citar 12 possibles **sinapomorfies morfològiques** defensats el monofilisme de Lipotyphla:

1. Absència de cecum
2. Reducció de la simfisi púbica
3. Expansió del maxil·lar dins l'òrbita
4. Proboscide mòbil
5. Reducció del jugal
6. Placentació hemocorial
7. Absència de procés postglenoide
8. Membrana timpànica horitzontal
9. Ossificació del terra de la cavitat timpànica
10. Fenestra piriforme
11. Bulla basifonoidal
12. Arteria caròtida creuant la cambra timpànica

MacPhee & Novacek³ van revisar els caràcters proposats per Butler² i van dir que només els 3 primers caràcters eren sinapomorfies. Ells proposaren dividir l'ordre en tres subordres:

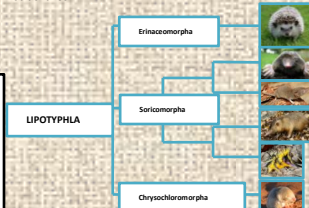


Fig.2 Filogenia de Lipotyphla proposada per MacPhee & Novacek (1991)³

Filogenia molecular de Insectívora

Diversos autors van començar a realitzar estudis filogenètics basant-se en **caràcters moleculars**. Aquests anàlisis han permès fer hipòtesis més acurades pel que fa a les relacions entre taxons. El primer va ser Springer (1997)⁴ seguit de Stanhope (1998)⁵, els quals van fer servir conjunts de dades tant de gens mitocondrials com nuclears. Els gens utilitzats per van ser:

- Gens nuclears: **exó 28 del gen vWF**, i el gen del receptor **α-2B adrenèrgic A2AB**
- Gens mitocondrials: **rRNA 12S**, **rRNA 16S** i gens de **tRNA-Valina**

També van aparèixer noves metodologies sobre com realitzar les anàlisis filogenètiques, com ara la realització de **matrius de dades** o **super-arbres** combinant arbres filogenètics existents enlloc de les dades subjacents utilitzades.

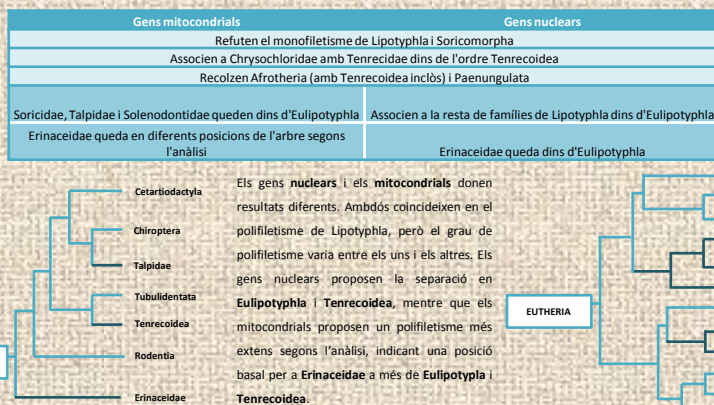


Fig.3 Filogenia adaptada de Mouchaty et al. (2014)⁶ basada en genomes mitocondrials.

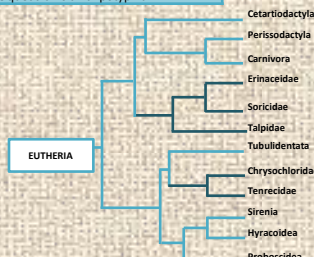


Fig.4 Filogenia adaptada de Murphy et al. (2001)⁷ basada en gens nuclears

Efectes sobre l'arbre evolutiu de Eutheria

Es demostra l'existència de **Afrotheria**, un taxó de mamífers **endèmics d'Àfrica** que inclou els ordres següents:

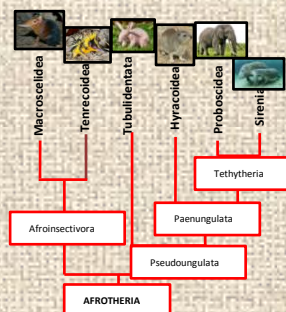


Fig.5 Filogenia de Afrotheria proposada per Seiffert (2007)⁸.

Tot i no compartir cap sinapomorfia morfològica, aquest taxó ha estat recolzat en totes les anàlisis filogenètiques posteriors, encara que les relacions intragrups no estan del tot clares.

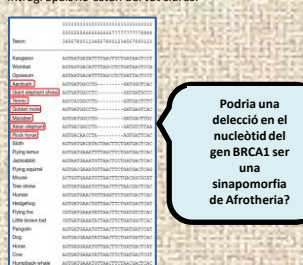
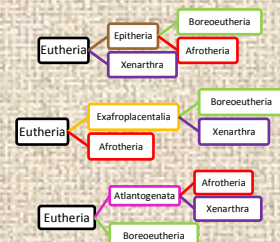


Fig.6 Esquema del gen BCR1 en diferents placentaris (Afrotheria en vermell) per Madison et al. (2001)⁹.

Finalment els placentaris van quedar dividits en quatre taxons supraordinals: **Afrotheria**, **Xenarthra**, **Eurarchontoglires** i **Laurasiatheria**, aquests dos últims agrupats dins de **Boreoeutheria**.



Cada hipòtesi està defensada per diferents anàlisis, sent **Epitheria** la única defensada per la morfologia, **Exafroplacentalia** la més recolzada per anàlisis moleculars, i **Atlantogenata** la que més concorda amb les proves paleontològiques.

Conclusions

- Difileisme de Lipotyphla, en **Eulipotyphla** i **Tenrecidae** generalment acceptat.
- **Sinapomorfies** citades per Butler (1988) resultat de fenòmens de **convergència evolutiva**.
- Divergència entre resultats de **gens nuclears** i **gens mitocondrials** → Gens mitocondrials defensen el **filietisme** amb Erinaceidae a la base de la resta de placentaris.
- Eutheria dividit en **Xenarthra**, **Afrotheria** i **Boreoeutheria** (que inclou **Laurasiatheria** i **Eurarchontoglires**).
- Filogenia tradicional de Eutheria resultat de la **convergència evolutiva** entre **Laurasiatheria** i **Afrotheria**.
- Tres hipòtesis sobre l'origen de Eutheria: **Exafroplacentalia**, **Epitheria** i **Atlantogenata**, cadascuna defensada per diferents anàlisis.
- Importància de la **biogeografia** i la **tècnica de plaques** en les divergències inicials de Eutheria.

Bibliografia

1. Peters, W. (1864) Über die Säugetier-Gattung Selenodon. In: Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin (Jahrgang 1863), 27-30.
2. Butler, P. M. (1988) Phylogeny of the insectivores. In: The Phylogeny and Classification of the Mammals, vol. 2 (Madison, E. M. J. & Butler, P. M.), 113-142.
3. MacPhee, R. D. E. & Novacek, M. J. (1991) Definition and relationships of Lipotyphla. In: Mammal Phylogeny, Vol. 2 (Pilleri, G., Silliman, M. J., Novacek, M. J. & McKenna, J. C.), 13-31.
4. Springer, M. S., Chavira, C. C., Madison, E. M., De Jong, W. W., Waddell, V. G., Amrine, H. M., & Stanhope, M. J. (1997) Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. *Nature* 388, 61-64.
5. Stanhope, M. J., Waddell, V. G., Madison, E. M., De Jong, W. W., Hedges, S. B., Chavira, C. C., & Cox, D. B. (1998) Molecular evidence for multiple origins of insectivores and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95, 1997-2002.
6. Mouchaty, S. K., Gallberg, A., Janke, A., & Arnason, U. (2014). The Phylogenetic Position of the Talpidae Within Eutheria Based on Analysis of Complete Mitochondrial Sequences. *Molecular Biology and Evolution* 32, 60-67.
7. Murphy, W. J., Eizirik, E., Johnson, W. E., Zhang, Y.-P., Hyder, O. A., & O'Brien, S. (2001). Molecular phylogenetics and the origin of placental mammals. *Nature* 409, 614-618.
8. Seiffert, E. (2007). African estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. *BMC Evolutionary Biology* 7, 224.
9. Haddad, O., Scally, M., Doolittle, C. J., Janke, D., & Deleury, E. W. (2001). Parallel evolution of two major clades of placental mammals. *Nature* 409, 610-614.
10. Beck, R. M., Benham-Emery, C. R., Cristofari, M., Liu, F. R., & Purves, A. (2006). A higher-level MRP supertree of placental mammals. *BMC Evolutionary Biology* 6, 51.

Fig.7 Filogenia modificada de Beck et al. (2006)¹⁰ per a mostrar l'arbre evolutiu de Eutheria amb la hipòtesi de Atlantogenata.